Origine et diversification de l'ichtyofaune néotropicale : une revue

par

Paulo M. BRITO (1), François J. MEUNIER (2) & Maria Eduarda C. LEAL (1)

RÉSUMÉ. - L'ichtyofaune néotropicale est estimée à environ 8000 espèces représentant 25% de la diversité ichtyologique mondiale, incluant à la fois des formes marines et dulçaquicoles. L'essentiel de cette diversité, tout au moins pour les espèces dulçaquicoles, se trouve réparti dans le vaste ensemble sud-américain. L'histoire de cette biodiversité a commencé immédiatement à la suite de la séparation complète entre l'Amérique du Sud et l'Afrique, à la fin du Crétacé inférieur, il y a environ 100 millions d'années, et résulte d'une série d'événements de dispersions et de vicariances qui eurent lieu entre le début du Crétacé supérieur et le Miocène supérieur. Le basculement du vieux bouclier précambrien, conduisant à l'élévation des Andes et à l'inversion du sens du courant des principaux bassins hydrographiques, d'une part, et les oscillations du niveau de la mer liées aux différentes glaciations de la période récente, d'autre part, sont des facteurs fondamentaux de la richesse ichtyenne du continent. L'ichtyofaune néotropicale actuelle peut être subdivisée en trois grandes catégories de taxons : 1) les taxons d'eau douce qui ont survécu à la séparation de l'Amérique du Sud et de l'Afrique ; 2) les taxons qui ont un ancêtre marin ; 3) les espèces d'eaux douces issues de radiations adaptatives néotropicales. Dans le présent travail, nous traiterons aussi d'un autre problème majeur concernant l'ichtyofaune néotropicale, la question de l'établissement des patrons locaux d'extinctions. Dans le cas de l'Amérique du Sud, à la suite du processus de séparation de la partie occidentale du Gondwana, il y eut une prolifération de taxons nouveaux et hautement diversifiés. En revanche, d'autres clades typiquement gondwaniens, tels les Polypteridae et les Lepisosteidae, très bien représentés sur le continent sud-américain avant sa séparation de l'Afrique, survécurent pour une courte période, avant de s'éteindre à la fin du Crétacé ou au début du Tertiaire.

ABSTRACT. - Origin and diversification of the neotropical ichthyofauna: A review.

The neotropical ichthyofauna has approximately 8,000 living species, representing 25% of the "fish" diversity in the world, including marine and freshwater forms. Most of this diversity, at least for the freshwater species, is distributed in the vast South American continent. The history of this biodiversity started after the complete separation between South America and Africa, at the end of the Lower Cretaceous, approximately 100 million years ago. This spectacular evolutionary radiation resulted from a series of events of dispersion and vicariance which has occurred between early Upper Cretaceous and Late Miocene. The displacement of the South-American shield to the west and its collision with the Nazca plate led to important geographical changes such as the rise of the Andes and the inversion of the direction of the current of the principal hydrographic basins, like the Amazon, which originally was running to the west. The sea level oscillations related to many glacial periods in the Quaternary, were also important factors for the richness of continental fish fauna. Aside from the "typical" marine species that also can be found in freshwaters (e.g., *Carcharhinus leucas*, *Pristis pristis*, *P. pectinata*, *Megalops atlanticus*, *Mugil* spp.), or those that live in freshwater only during their reproduction and larval life (e.g. the lamprey, *Geotria australis*), the extant neotropical ichtyofauna can be divided in three main categories of taxa: 1) the freshwater taxa, which survived the separation of Africa and South America on both continents such as lepidosirenids, osteoglossids, characids, siluriforms, and some cyprinodontiforms; 2) the taxa which had a marine ancestor like the potamotrygonids, sciaenids, engraulidids, belonids, percichthyids, synbranchids, and cichlids; and 3) species, which evolved from neotropical freshwater ancestors such as gymnotiforms as well as some subfamilies belonging to siluriforms and characiforms. In this work, we deal with another major problem concerning the neotropical ichtyofauna: establishment of the local patterns of extinctions. In the case of South America, the process of separation of the Western part of Gondwana followed a proliferation of new and highly diversified taxa. Other clades typically from the Gondwana, such as Polypteridae and Lepisosteidae families, well represented on South America before its separation from Africa, as well as neoceratodontids, survived for a short period of time, disappearing by the end of the Cretaceous or the beginning of the Tertiary.

Key words. - Neotropical ichthyofauna - Diversification - Extinction.

L'importance de l'ichtyofaune néotropicale a été remarquée dès le XVIII[e] siècle par les premiers voyageurs naturalistes qui ont immédiatement commencé l'inventaire de cette richesse. Au début du XX[e] siècle, Eigenmann, un des pionniers de l'ichtyologie néotropicale, évaluait l'ichtyofaune du continent sud-américain à 2000 espèces dont 800 pour le bassin de l'Amazone (Eigenmann, 1913). Cinquante ans plus tard, Géry (1969) portait respectivement ces chiffres à 2700

(1) Departamento de Zoologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rua São Francisco Xavier 524, Maracanã, 20559-900, Rio de Janeiro, BRÉSIL. [pmbrito@uerj.br mecl@centroin.com.br]

(2) UMR-CNRS 5178-BOME, Biodiversité et dynamique des communautés aquatiques, Département des milieux et peuplements aquatiques, CP 26, Muséum national d'Histoire natuelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris CEDEX 05, FRANCE. [meunier@mnhn.fr]

et 1300 espèces. Lors de la deuxième moitié de ce siècle, de gros efforts d'inventaires ont été effectués dans les différents pays si bien que l'ichtyofaune néotropicale est aujourd'hui estimée à environ 8000 espèces représentant environ 25% de la diversité des "poissons" mondiaux, incluant à la fois des formes marines et dulçaquicoles (Vari et Malabarba, 1998). L'essentiel de cette diversité, tout au moins pour ces dernières espèces, se trouve réparti dans le vaste ensemble sud-américain.

Lorsque l'on parle de biodiversité, il est important de noter que cette diversité est le fruit de l'évolution biologique dans le temps et dans l'espace. Ainsi, il est quasi impossible de la comprendre sans tenir compte des facteurs historiques – l'histoire géologique qui a permis cette diversification. Pour autant, un bon exemple se retrouve dans la comparaison quantitative entre les ichtyofaunes d'Amérique du Sud et de l'Afrique. La biodiversité sud-américaine est bien plus riche que l'africaine, même si les deux continents, jusqu'à leur séparation, formaient une unique masse de terres, regroupant une grande partie des êtres vivants.

Parmi les facteurs les plus marquants observables dans l'ichtyofaune néotropicale, il faut noter, en dehors de l'impressionnant nombre d'espèces, la grande diversité rencontrée dans des catégories taxinomiques supérieures tels les ordres, familles, etc. Une autre question importante est liée aux extinctions localisées. Celles-ci relèvent bien plus de problèmes liés à la compétition qu'à un type quelconque de catastrophe. Dans le présent travail, nous traiterons de l'origine des principaux groupes néotropicaux, en discutant de leur origine historique (contexte géologique) ainsi qu'en fournissant, lorsque cela sera possible, des informations sur les représentants les plus anciens de chaque groupe.

CONTEXTE GÉOLOGIQUE

L'histoire de cette biodiversité a commencé immédiatement à la suite de la séparation complète entre l'Amérique du Sud et l'Afrique, à la fin du Crétacé inférieur, il y a environ 100 millions d'années. L'origine de cette spectaculaire radiation évolutive de l'ichtyofaune néotropicale résulte, donc, d'une série d'événements de vicariances et de dispersions qui eurent lieu entre le début du Crétacé supérieur (déjà avant la séparation totale des continents, voir la figure 1) et le Miocène supérieur.

Parmi les événements les plus importants, on peut citer d´abord le basculement du vieux bouclier sud-américain vers l'ouest qui, avec la rencontre de la plaque de Nazca, initie le processus de subduction. Ce processus a conduit à l'érection graduelle des Andes, partant du sud et se propageant vers le nord. Cette surrection a débuté à la fin du Crétacé et a abouti, vers le Miocène supérieur, aux dimensions actuelles de la chaîne Andine. Ce changement structurel a provoqué également, à l'est de la cordillère, la formation d'un bassin d'avant-pays, peu profond et qui a assuré une fonction importante de chenal d'écoulement des eaux continentales. Ces bassins ont entretenu des grands lagons et ont retenu des eaux issues des diverses incursions marines provenant de la zone des Caraïbes (Figs 1-3). Un autre caractère

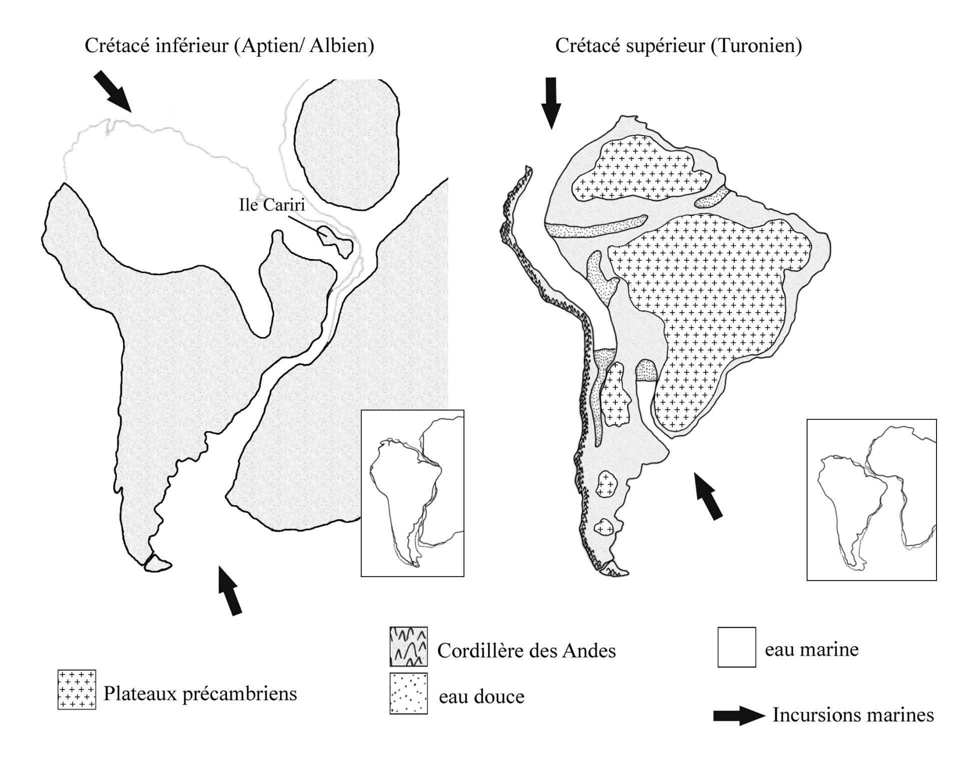


Figure 1. - Carte de l'Amérique du Sud. **A**: Au Crétacé inférieur (Aptien/ Albien) ; **B** : Au Crétacé supérieur (Turonien). *[Map of South America.* ***A****: Lower Cretaceous (Aptian-Albian);* ***B****: Upper Cretaceous (Turonian).]*

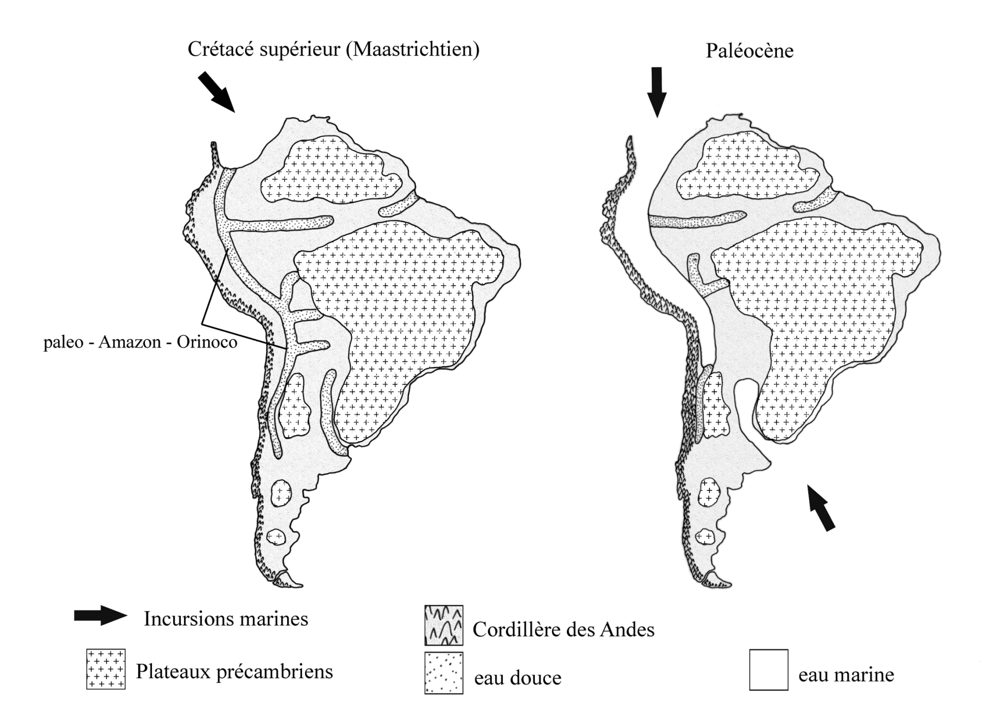


Figure 2. - Carte de l'Amérique du Sud. **A** : Au Crétacé supérieur (Maastrichtien) ; **B** : Au Paléocène. *[Map of South America. **A**: Upper Cretaceous (Maastrichtian); **B**: Paleocene.]*

géologique, important pour la compréhension de la diversité de l'ichtyofaune et associé à l'émergence de la surrection de la cordillère des Andes, est représenté par les bassins intramontagneux caractérisés par des lacs intérieurs emprisonnés dans l'altiplano (ex. Titicaca et Cuenca) et des bassins frontaux. Ces derniers ont déterminé le sens du drainage du côté occidental de la cordillère.

La surrection des Andes est directement reliée à l'inversion graduelle du sens d´écoulement du courant des principaux bassins hydrographiques, comme l'Amazone qui, coulant primitivement d'est en ouest, s'écoule d'ouest en est à la fin du Miocène (pour plus de détails voir Potter, 1997 ; Lundberg *et al.*, 1998).

D'autres facteurs fondamentaux, qui ont joué un grand rôle dans la richesse ichtyenne du continent, sont l'histoire tectonique de la marge côtière atlantique (voir Hubert et Renno, 2006 ; Ribeiro, 2006 ; Ribeiro *et al.*, 2006) ainsi que les oscillations du niveau de la mer liées aux différents cycles glaciaires du Pliocène et de l'Holocène. Ces cycles ont eu une influence importante sur l'hydrologie du grand bassin amazonien et des petits bassins annexes, comme ceux du plateau des Guyanes, permettant l'isolement de quelques fleuves et la formation de lagunes et, naturellement, sur certaines populations de poissons. Des processus de vicariance, ainsi que des phénomènes de dispersion d'espèces, antérieurement séparées par des barrières insurmontables, ont conduit à de riches diversifications ichtyennes, telles que les formes rencontrées sur les deux plateaux précambriens de la Guyane et du Brésil ou les formes séparées par des grandes barrières montagneuses comme la Serra do Mar au sud-est du Brésil.

BIODIVERSITÉ

Mises à part les espèces "typiquement" marines dont la distribution recouvre actuellement aussi des habitats d'eau douce et d'estuaire (e.g., *Carcharhinus leucas, Pristis pristis, P. pectinata, Megalops atlanticus, Mugil* spp.) ou celles qui habitent l'eau douce seulement pendant leur reproduction et leur vie larvaire (e.g. la lamproie du Chili, *Geotria australis*), l'ichtyofaune néotropicale actuelle peut être subdivisée en trois grandes catégories de taxons selon leur histoire évolutive : les taxons d'eau douce qui ont survécu sur les deux continents à la séparation de l'Amérique du Sud et de l'Afrique (les archaelimniques *sensu* Patterson, 1975) ; les taxons qui ont un ancêtre marin (ou télolimniques *sensu* Patterson, 1975) et les espèces d'eaux douces apparaissant issues de radiations adaptatives néotropicales.

Les taxons d'eau douce qui ont survécu à la séparation de l'Amérique du Sud et de l'Afrique sur les deux continents (Fig. 4 *pro parte*).

Ces taxons ont, par ailleurs, subi une radiation adaptative ancienne, ayant pour résultat la distribution existante. Tels sont les représentants des Lepidosirenidae, des Osteoglossidae, des Characidae et des Siluriformes. Certains clades, appartenant à ces deux derniers taxons et montrant des spécialisations particulières, ont fait l'objet de radiations relativement récentes et rentrent dans le troisième groupe décrit plus loin.

Lepidosirenidae

Les Lepidosirenidae sont représentés de nos jours par

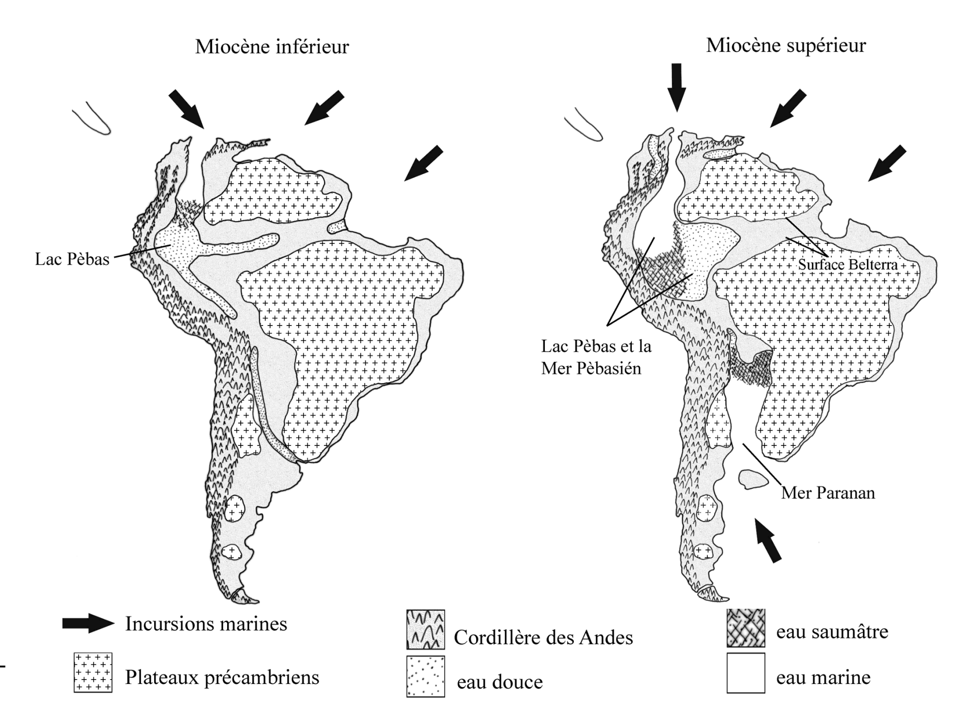


Figure 3. - Carte de l'Amérique du Sud. **A** : Au Miocène inférieur ; **B** : Au Miocène supérieur. *[Map of South America. **A**: Lower Miocene; **B**: Upper Miocene.]*

une espèce unique *Lepidosiren paradoxa*, très proche de son groupe-frère africain *Protopterus*. Ils se rencontrent dans l'Amazone, le Paraguay, le Chaco, le Bermajo et le bassin du Paraná (Arratia, 2003b) ; il a également été signalé en Guyane (Planquette *et al.*, 1996). Les plus vieux restes fossiles indubitables de cette espèce proviennent de l'Éocène d'Argentine (Fernandez *et al.*, 1973), bien que *Lepidosiren* cf. *paradoxa* soit citée au Crétacé supérieur au Pérou et au Crétacé supérieur et au Paléocène en Bolivie (Sigé, 1968; Schultze, 1991; Gayet *et al.*, 2001). Une seconde espèce, †*L. megalus*, a été décrite dans le Miocène supérieur du bassin d'Acre, au Brésil (Santos, 1987) et a vécu conjointement avec l'espèce actuelle.

Ostéoglossomorphes

Ils sont actuellement présents en Amérique du Sud avec deux familles, les Osteoglossidae et les Arapaimatidae (Ferarris, 2003b, 2003c). La famille des Osteoglossidae est composée de deux espèces, *Osteoglossum bicirrhosum*, présente dans les bassins de l'Amazone, de l'Oyapock et du marais de Kaw en Guyane, et *O. ferreirai* restreinte au bassin supérieur de l'Amazone (système du Rio Negro). Elle est également présente, avec le genre *Scleropages* regroupant plusieurs espèces, en Asie du Sud-Est, en Australie et en Nouvelle-Guinée, ce qui suggère une histoire plus ancienne pour cette famille, au temps où l'Inde était encore rattachée au Gondwana. La famille des Arapaimatidae est représentée par une espèce unique, *Arapaima gigas* du système de l'Amazone, espèce-sœur d'un autre ostéoglossidé africain, *Heterotis niloticus*, et ses relations de parenté montrent un modèle de vicariance typiquement dérivé.

Seule, la sous-famille des †Phareodontinae, connue en dehors du continent sud-américain dans des milieux saumâtres et marins, a été reconnue dès le Crétacé supérieur en Bolivie (Gayet 1991). Les Arapaimatidés fossiles sont, quant à eux, connus dès le Crétacé supérieur au Brésil (Gayet et Brito, 1989) et en Bolivie (Gayet, 1991 ; Gayet et Meunier, 1998 ; Gayet *et al.*, 2001). On en connait également dans le Miocène supérieur de Colombie (Lundberg et Chernoff, 1992).

Enfin, l'espèce *Laelichthys ancestralis*, du Crétacé inférieur du Brésil, décrite comme un ancêtre potentiel des Arapaimatidae modernes (Santos, 1985), n'est pas un ostéoglossoïde, comme le démontre l'histologie de ses écailles qui ne sont pas constituées des squamules caractéristiques (Meunier et Brito, 2004) mais vraisemblablement un ostéoglossomorphe primitif.

Characiformes

Les Characiformes représentent un groupe de poissons ostariophysaires actuellement strictement dulçaquicoles. Cet ordre peut être considéré comme l'un des plus complexes parmi les poissons actuels avec une distribution dans les régions néotropicales, dans la partie méridionale de l'Amérique du Nord et en Afrique; mais certains taxons fossiles sont également connus dans le tertiaire d'Europe (Cappetta *et al.*, 1972 ; Gaudant, 1980 ; Antunes *et al.*, 1995). D'autres formes d'Ostariophysi, considérés comme des Characiformes archaïques, ont été décrites dans le Crétacé du Portugal (Gayet, 1985) et d'Italie (Taverne, 2003). L'identité

exacte des quatorze familles sud-américaines (Lundberg, 1998) et des quatre familles africaines (Paugy *et al.*, 2003) de Characiformes actuels, leurs relations de parentés entre elles ainsi qu'entre les clades néotropicaux et africains sont actuellement encore activement débattus.

Les récentes études phylogénétiques (Buckup, 1998) confirment les relations de parenté de certaines lignées de taxa modernes variés tels que le binôme *Boulengerella* et *Ctenolucius* (groupe-frère du genre africain, actuel, *Hepsetus*) qui était donc déjà différencié au Crétacé inférieur avant la séparation des deux continents. Cette implication se doit d'être vérifiée par l'étude d'un certain nombre de dents isolées et/ou de mâchoires trouvées dans le Crétacé supérieur et le Paléocène inférieur d'Amérique du Sud (Gayet, 1982a ; 1991 ; Gayet *et al.*, 2003 ; Brito *et al.*, 2006) et assignées aux familles et/ou aux genres modernes. *Santanichthys diasii*, du Crétacé inférieur du Brésil a été redécrite comme un Characiforme "souche" (Filleul et Maisey, 2004). Bien qu'une discussion phylogénétique sur *Santanichthys* soit en dehors du contexte du présent article, nous devons noter qu'en adoptant la position phylogénétique proposée par ces auteurs, nous devons accepter l'idée que ce taxon vivait probablement dans un environnement lagunaire ou même marin. Cette acceptation doit impliquer une tolérance de ces animaux à l'eau salée ou saumâtre, tolérance déjà signalée par les auteurs ayant étudié les formes fossiles européennes, *Eurocharax* (Gaudant, 1980), *Salminops* (Gayet 1985) et *Sorbinicharax* (Taverne, 2003), ce qui modifierait une partie de nos connaissances écologiques de ce groupe de poissons ainsi que certaines hypothèses sur l'origine des Ostariophysaires.

Siluriformes

Les Siluriformes, au même titre que les Characiformes, constituent un groupe très complexe avec 31-35 familles existantes (selon les auteurs, Diogo, 2003 ; Teugels, 2003 ;

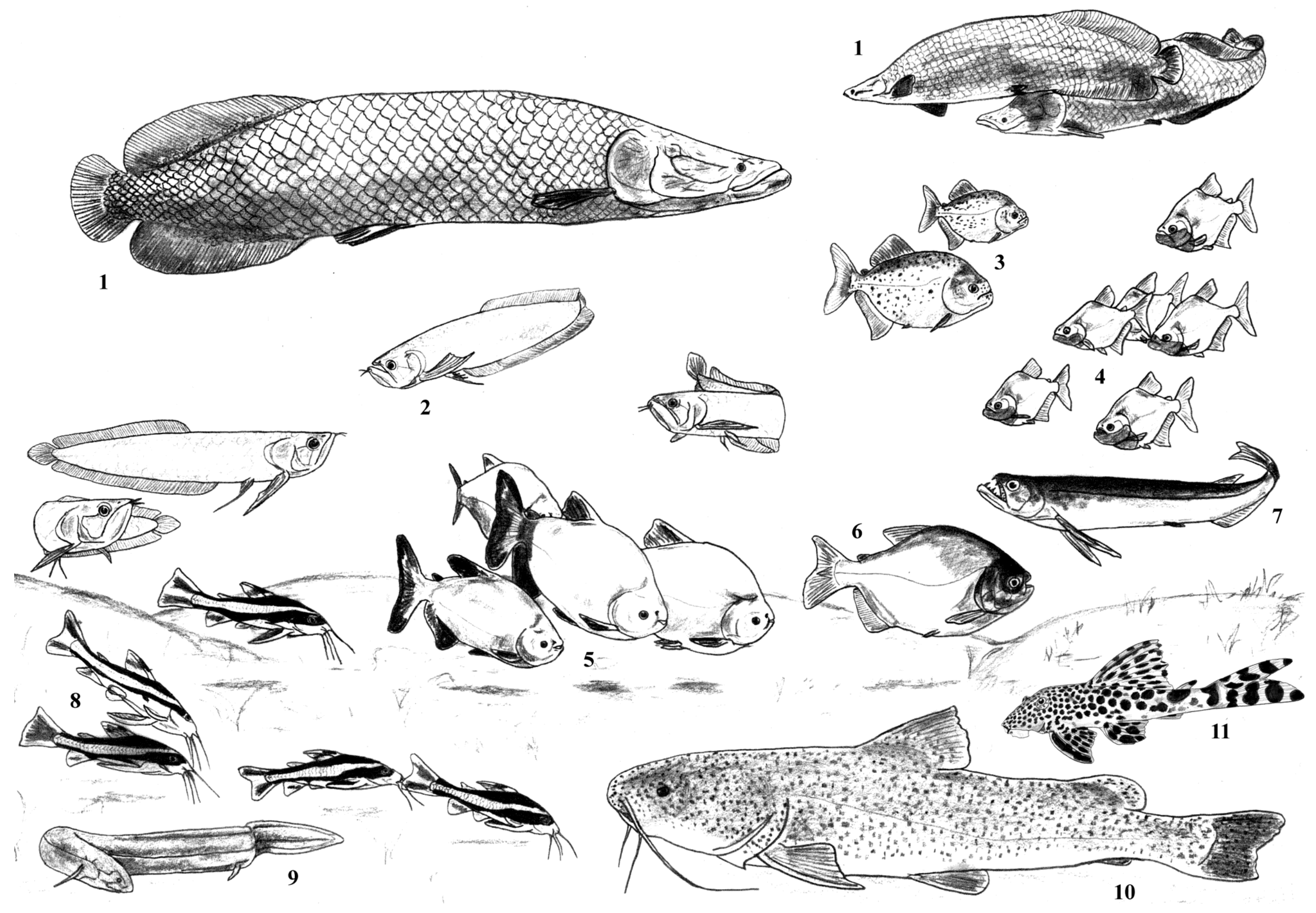


Figure 4 - Quelques groupes de poissons d'origine Gondwanienne : 1. *Arapaima gigas* (Arapaimatidae) ; 2. *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) ; 7. *Rhaphiodon vulpinus* (Cynodontidae) ; 8. *Platydoras costal* (Doradidae) ; 9. *Lepidosiren paradoxa* (Lepidosirenidae) ; 10. *Paulicea luette* (Pimelodidae) ; 11. *Hypostomus* sp. (Loricariidae) et quelques genres issus de radiations néotropicales (sous-famille des Serrasalminae) : 3. *Serrasalmus* sp. (Characidae) ; 4. *Pygocentrus* sp. (Characidae) ; 5. *Myttenes* sp. (Characidae) ; 6. *Colossoma* sp. (Characidae). *[Some groups of fishes with Gondwanian origin (1, 2, 7-11) and some genera with neotropical origin (subfamily Serrasalminae) (3-6).]*

Nelson, 2006) dont 11-15 sont néotropicales. Les relations à l'intérieur de cet ordre montrent que des poissons-chats basaux sont endémiques des régions néotropicales (voir par exemple la famille des Diplomystidae, considérée comme la plus primitive au sein des Siluriformes ou, encore, celle des Cetopsidae), ce qui suggère que les Siluriformes d'Amérique du Sud ont une longue histoire d'isolement des autres continents (Lundberg 1993, 1998 ; Pinna, 1998). Les relations transcontinentales semblent bien établies pour certains groupes néotropicaux comme les Doradoidea, groupe-frère des Mochokidae africains, les Loricaroidea, groupe-frère des Amphiliidae africains, et les Aspredinidae, groupe-frère des Sisoroidea (Pinna, 1998).

Les nombreux et différents restes fossiles de poissons-chats sud-américains sont connus depuis le Crétacé supérieur (Campanien tardif ; Gayet, 1991). Certains restes d'Argentine (Cione et Pereira, 1985 ; Cione, 1987) et de Bolivie (Gayet et Meunier, 1998) ont été interprétés comme des Diplomystidae, et d'autres du Brésil (Gayet et Brito, 1989 ; Brito *et al.*, 2006) comme des Doradidae. Trois taxa du Crétacé supérieur et/ou du Paléocène de Bolivie, *Andinichthys*, *Hoffstetterichthys* et *Incanichthys*, connus par des restes crâniens bien conservés, ont été placés dans une nouvelle famille des Andinichthyidae (Gayet, 1991). Cependant, Lundberg (1998) considère que ces trois derniers taxa montrent une anatomie crânienne généralisée liée à des groupes actuels de Siluriformes.

Cyprinodontiformes

La distribution marine, côtière, de plusieurs Cyprinodontiformes suggère la possibilité que l'eau de mer n'ait pas été une barrière totalement hermétique pour ces poissons. Cependant, des quatre familles néotropicales des Cyprinodontiformes (Rivulidae, Cyprinodontidae, Poeciliidae et Anablepidae), au moins deux semblent présenter un scénario de distribution du type "dérive continentale-vicariance" : les Rivulidae (groupe-frère des Aplocheilidae africains) et les Poeciliidae. Cette dernière famille est constituée, entre autre, d'une sous-famille néotropicale, les Poeciliinae, avec son groupe-frère africain, la sous-famille des Aplocheilichthyinae (voir Lundberg, 1993).

Bien qu'il s'agisse de poissons à l'origine dulçaquicoles, quelques espèces de *Rivulus* vivent en zones estuariennes (Costa, 2003). Ce modèle semble être le même pour les Poecilidae dont quelques espèces ont été signalées en eaux salées côtières (Lucinda, 2003). À l'exception des restes du Crétacé supérieur de Bolivie (Gayet, 1991), dont l'étude nécessite cependant une révision, à ce jour, il n'existe aucun fossile connu de Cyprinodontiformes en Amérique du Sud.

Et le cas des Cypriniformes?

De nos jours, les Cypriniformes représentent un groupe totalement absent en Amérique du Sud. Gayet (1982b) avait décrit *Molinichthys inopinatus* du Crétacé supérieur de Bolivie, à partir d'une pièce fossile incomplète interprétée comme un cinquième os pharyngien de cypriniforme. Arratia et Cione (1996) ont contesté la position taxinomique de ce taxon en estimant que le spécimen décrit par Gayet n'avait aucune synapomorphie de ce groupe.

On peut proposer deux hypothèses évolutives pour les Cypriniformes : dans la première, nous acceptons les rapports phylogénétiques proposés par Fink et Fink (1981, 1996) où les Cypriniformes sont à la base des Othophysi. Dans ce cas, l'histoire de cet ordre est ancienne, remontant au Gondwana. Alors, la présence de fossiles du groupe ne serait pas étonnante et nous devrions ainsi admettre que les Cypriniformes ont disparu d'Amérique du Sud à la fin du Crétacé ou au début du Tertiaire comme beaucoup d'autres taxons. Dans la deuxième hypothèse, l'absence actuelle de fossiles en Amérique du Sud nous indique une origine de ce groupe postérieure à la séparation des continents gondwaniens, ce qui semble être le cas en l'état actuel des connaissances, et nous devons admettre que la phylogénie des Othophysi, telle qu'elle est proposée par Fink et Fink et suivie aujourd'hui par la majorité des auteurs, n'est pas correcte. Les Cypriniformes auraient une position différente dans le cladogramme, peut-être le taxon-frère d'une des lignées du vieux monde, notamment d'un groupe de Characiformes africains.

Les taxons qui ont un ancêtre marin

Ces taxons peuvent être divisés en deux sous-groupes principaux : ceux dont les groupes-frères sont marins et distribués principalement aux Caraïbes, source la plus importante des incursions marines du Tertiaire, tels que les représentants des familles Potamotrygonidae, Sciaenidae, Engraulidae et Belonidae (Fig. 5), et ceux qui, bien qu'ayant une origine marine, ont colonisé les systèmes fluviaux par simple invasion des eaux douces, tels que les représentants des familles Percichthyidae, Synbranchidae et Cichlidae (Fig. 6).

Potamotrygonidae

La famille des Potamotrygonidae est représentée aujourd'hui par trois genres: *Potamotrygon*, avec environ dix-huit espèces nominales, *Paratrygon* et *Plesiotrygon*, monospécifiques. Les Potamotrygonidae sont distribués dans tous les principaux bassins hydrographiques sud-américains à l'exception des fleuves de la région occidentale de la cordillère des Andes, du drainage du fleuve São Francisco et des fleuves côtiers du sud-est brésilien.

Des données récentes sur la morphologie, la cospéciation avec les helminthes parasites, ainsi que des données moléculaires suggèrent que la famille des Potamotrygonidae soit le clade-frère des *Himantura* amphi-américains (Lovejoy, 1996; 1997, Lovejoy *et al.*, 1998). Les Potamotrygonidae fossiles sont rares en Amérique du Sud et représentés par du

matériel fragmentaire (Deynat et Brito, 1994 ; Lundberg, 1997, 1998 ; Brito et Deynat, 2004) trouvé dans le Miocène supérieur de la région occidentale d'Amazonie (Brésil, Bolivie et Pérou) et du bassin du Paraná, en Argentine. Cette distribution est conforme au scénario d'un ancêtre des Potamotrygonidae probablement lié à de multiples transgressions marines à partir de la région des Caraïbes, suivi d'une dispersion secondaire de ce groupe pour tout le continent.

Sciaenidae

La famille des Sciaenidae inclut environ 78 genres et 287 espèces, habitant des eaux côtières, des estuaires et des eaux douces (Chao, 1986; Nelson, 2006). De ces taxons, quatre genres sont endémiques des eaux douces néotropicales : *Plagioscion, Pachypops, Pachyurus* et *Petilipinnis* (Cassati, 2003). Boerger et Kritsky (2003) ont suggéré que *Plagioscion* était le taxon-frère du genre amphi-américain *Paralonchurus*. La présence de *Plagioscion* dans le fleuve Magdalena fait remonter l'âge de ce taxon au Miocène moyen (Lovejoy *et al.*, sous presse). Ces données sont corroborées par la présence d'otolithes fossiles, attribués à ce genre, dans la Formation Pebas, au Miocène moyen (Aguilera et Rodrigues de Aguilera, 2003). Ce modèle de distribution semble être le même pour les genres *Pachypops* et *Petilipinnis*. Le genre *Pachyurus*, avec des espèces distribuées dans les fleuves se déversant dans l'Atlantique ou dans le bassin de Paraná, semble avoir une histoire d'invasion des eaux douces du type direct (voir plus loin).

Belonidae

Les Belonidae sont représentés par neuf espèces d'eau douce en Amérique du Sud. L'analyse phylogénétique, fondée sur des données moléculaires, indique différentes périodes d'entrée de cette famille en eau douce (Lovejoy et Collette, 2001). Les genres *Potamorrhaphis* (avec trois espèces) et *Belonion* (avec deux espèces) présentent des rapports avec des taxons de l'océan Atlantique occidental et du Pacifique Est (type de répartition amphi-américaine), ce qui montre une origine à partir des différentes incursions marines provenant de la zone des Caraïbes.

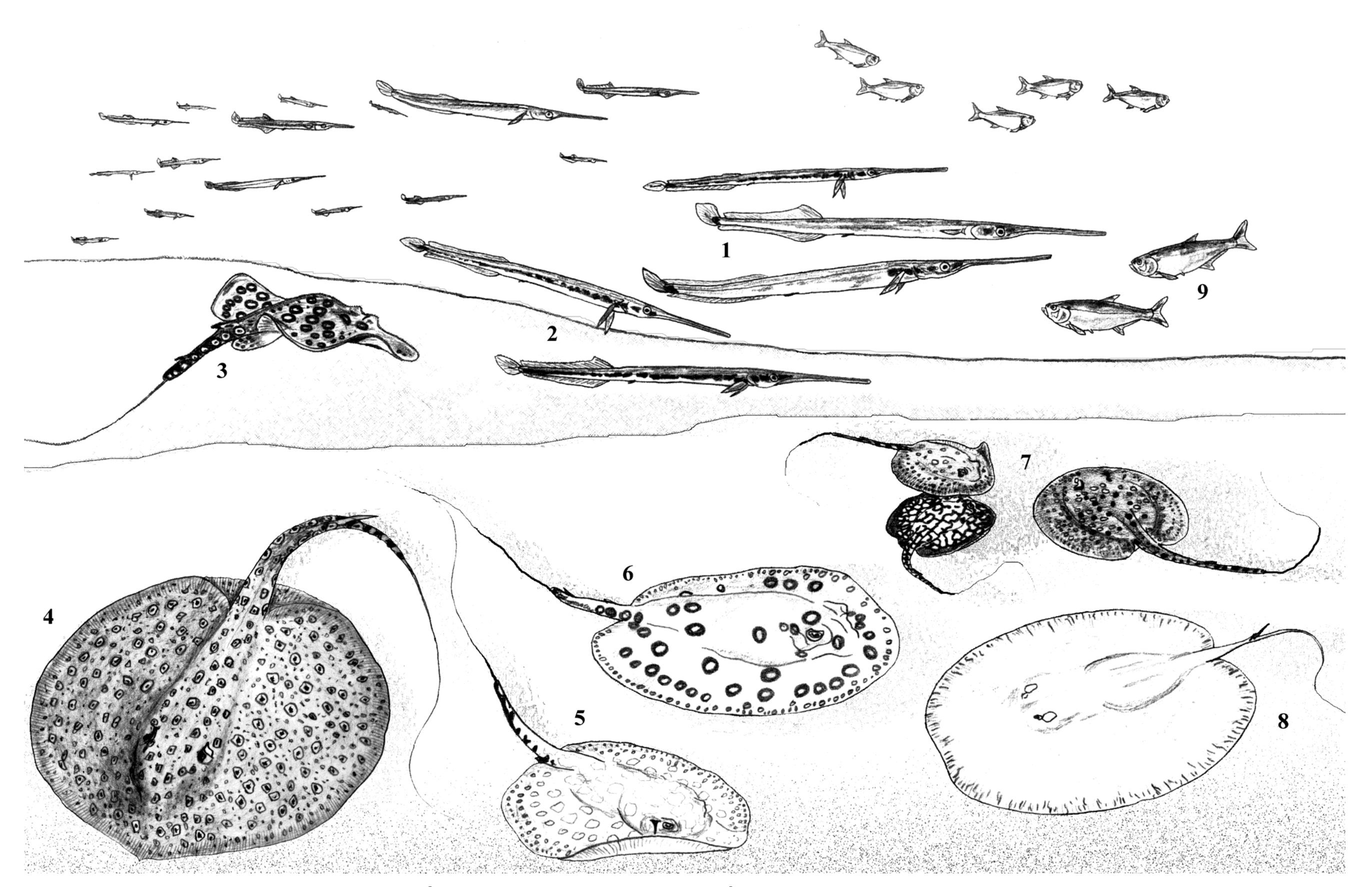


Figure 5. - Quelques taxons ayant des ancêtres marins qui se sont dispersés dans les terres au cours de l'une des transgressions marines du Tertiaire et qui, prisonniers dans des habitats progressivement dessalés, se sont adaptés à la vie en eau douce. Belonidae : 1. *Potamorrhaphis guianensis*, 2. *Potamorrhaphis* sp. ; *Potamotrygonidae* : 3. *Potamotrygon motoro*, 4. *Plesiotrygon* sp., 5. *Potamotrygon* sp., 6. *Potamotrygon* sp., 7. *Potamotrygon* sp. et 8. *Paratrygon* sp. ; Clupeidae : 9. *Pellona castelnaeana*. *[Some taxa that had marine ancestors and had dispersed in the continental waters during a marine transgression in Cenozoic and that adapted themselves to freshwater life after they have been confined in progressively dessalinated habitats.]*

Le genre *Pseudotylosurus*, avec deux espèces, est le taxon-frère des espèces de l'océan Atlantique, tandis que le genre *Strongylura*, avec deux espèces également, est distribué au Mexique et au Guatemala (*S. hubbsi*) ainsi que dans la partie occidentale de la Cordillère des Andes en Équateur et en Colombie (*S. fluviatilis*). Cette répartition montre que ces derniers taxons ont probablement colonisé, eux aussi, les systèmes fluviatiles à partir d'invasions simples (voir plus loin). A notre connaissance, il n'existe aucun fossile de Belonidae reconnu en Amérique du Sud.

Engraulidae

Les Engraulidae sont des poissons pélagiques trouvés principalement dans les environnements côtiers marins des tropiques et des régions tempérées mais dont certaines espèces pénètrent dans les eaux douces. En Amérique du Sud, cette famille présente sept genres (*Amazonsprattus, Anchoa, Anchovia, Anchoviella, Jurengraulis, Lycengraulis* et *Pterengraulis*) qui semblent avoir des espèces limitées aux eaux douces (Kullander et Ferraris, 2003).

Nelson (1985) a proposé que les espèces d'eaux douces sud-américaines *Jurengraulis juruensis* et *Anchovia surinamensis* aient leurs groupes-frères des deux côtés de l'Amérique centrale (voir aussi Lovejoy, 1997), ce qui implique un ancêtre commun antérieur à l'apparition de l'isthme de Panama. D'autres clupéomorphes (4 genres de Clupeidae, 3 genres de Pristigasteridae et d'autres Engraulidae) peuvent avoir une histoire biogéographique semblable ou être de simples colonisateurs des systèmes fluviaux. Seules des études phylogénétiques pourront confirmer leur modèle de distribution.

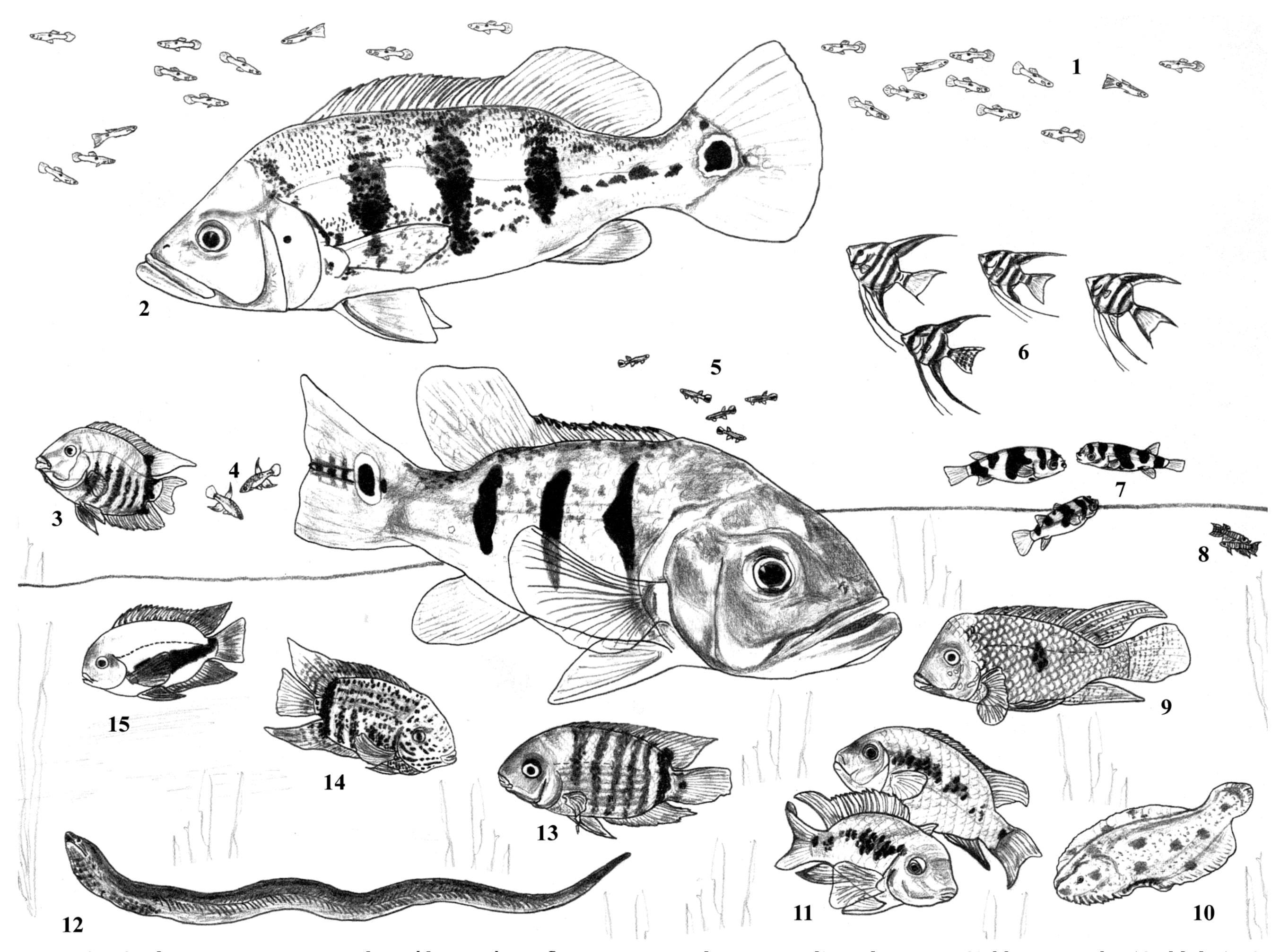


Figure 6. - Quelques taxons qui ont colonisé les systèmes fluviaux par simple invasion d'eau douce : 2. *Cichla monoculus* (Cichlidae) ; 3. *Heros appendiculatus*, (Cichlidae) ; 4. *Maratecoara* sp. (Rivulidae) ; 6. *Pterophyllum scalaire* (Cichlidae) ; 7. *Colomesus asellus* (Tetraodontidae) ; 8. *Aphyolebias* sp. (Rivulidae) ; 9. *Geophagus brasilensis*, (Cichlidae) ; 10. *Hypoclinemus* sp. (Achiridae) ; 11. *Bujurquina* sp. (Cichlidae) ; 12. *Synbranchus marmoratus* (Synbranchidae) ; 13. *Heros severus*, (Cichlidae) ; 14. *Heros notatus* (Cichlidae) ; 15. *Uaru amphiacanthoides* (Cichlidae). Les espèces 1. *Poecilia* sp. (Poeciliidae) et 5. *Rivulus* sp. (Rivulidae) sont considérées comme des taxons d'origine gondwanienne. *[Some taxa that have invaded freshwaters then settled rivers and lakes. Species 1 and 5 are considered having Gondwanian origin.]*

Percichthyidae

Les Percichthyidae néotropicaux actuels sont des habitants typiques des eaux douces du Chili et de l'Argentine. Cette famille semble former un clade avec les Percichthyidae australiens marins et estuariens (Arratia, 2003a).

Gayet et Meunier (1998) ont décrit deux Percichthyidae, *†Percichthys* et *†?Santosius*, du Paléocene basal de Bolivie. D'autres Percichthyidae ne sont connus que dans l'Eocène et le Miocène d'Argentine, du Chili et du Brésil (Arratia et Cione, 1996).

Synbranchidae

La famille des Synbranchidae est représentée par deux genres, *Ophisternon* et *Synbranchus*, chacun avec deux espèces (Kullander, 2003a). Bien qu'aucun fossile de cette famille ne soit connu, la présence de représentants de ce clade en Asie, dans l'archipel indo-australien et en Afrique, postule un ancêtre commun marin.

Cichlidae

Les formes néotropicales de Cichlidae constituent un groupe monophylétique (Stiassny, 1991 ; Kullander, 1998 ; 2003b) et l'espèce la plus ancienne de la famille est *†Macra - cara prisca* de l'Éocène du Brésil (Woodward 1939). L'absence de fossiles reconnus de Cichlidae au Crétacé a conduit de nombreux auteurs à interpréter la distribution de cette famille comme étant le résultat des invasions marines à partir d'un centre d'origine, probablement durant le Tertiaire (Briggs, 2003). Cependant, de nombreux autres auteurs, particulièrement ceux qui travaillent avec la biologie moléculaire, préfèrent l'idée d'une origine conforme à l'hypothèse de la vicariance à partir du Gondwana (Murphy et Collier, 1997; Farias *et al.*, 1999; Sparks et Smith, 2005).

D'autres taxons semblent avoir le même schéma de distribution dans les eaux douces néotropicales : parmi beaucoup d'autres, nous citerons deux espèces de Mugilidae, *Agonostomus monticola* et *Joturus pichardi* (Ferraris, 2003d), douze espèces d'Achiridae (Ramos, 2003) et le Tetraodontidae *Colomesus asellus* (Kullander, 2003c).

Espèces apparaissant comme membres de radiations adaptatives néotropicales d'eaux douces (Fig. 7 *pro parte*, 7)

La distribution de ces espèces, issues de radiations adaptatives dans les eaux douces, s'étend à de nombreux bassins. Il est possible de donner comme exemple de taxon celui de l'ordre des Gymnotiformes mais également quelques Siluriformes et quelques Characiformes tels que les sous-familles des Vandellinae (Trichomycteridae) et des Serrasalminae (Characidae). Dans chacun de ces exemples, la radiation s'accompagne, pour les taxons concernés, de spécialisations biologiques originales par rapport à leur groupe-frère respectif.

Gymnotiformes

L'ordre des Gymnotiformes ou "anguilles électriques" est composé de cinq familles : Gymnotidae (incluant les Electrophoridae), Sternopygidae, Rhamphichthyidae, Hypopomidae et Apteronotidae (Albert et Campos-da-Paz, 1998) regroupant plus de 200 espèces (Reis *et al.*, 2003). Cet ordre est considéré, depuis les travaux de Fink et Fink (1981), comme le groupe-frère des Siluriformes). Cependant, une étude récente, fondée sur l'analyse moléculaire du DNA mitochondrial des grands groupes d'Otocephala (Peng *et al.*, 2006), remet cette hypothèse en question. Ces auteurs reviennent à une proposition antérieure défendue à l'origine par Regan (1911), Ellis (1913), Géry (1969, 1984) et Roberts (1973) (pour un historique voir aussi Campos-da-Paz et Albert, 1998) et qui consiste à faire des Gymnotiformes le groupe-frère des Characiformes, ces deux taxons étant le groupe-frère des Siluriformes.

L'histoire géologique de l'ordre des Gymnotiformes reste, dans une certaine mesure, énigmatique. Le seul fossile connu de l'ordre, *Humboldtichthys kirschbaumi*, a été décrit (Gayet et Meunier 1991a, 2000; Gayet *et al.*, 1994) dans le Miocène supérieur du Río Moile de la Formation Yecua en Bolivie. Cet animal était déjà un vrai "gymnote" puisque capable de régénérer la partie postérieure de son corps (Meunier et Gayet, 1991) et, donc, de pratiquer l'électrolocation. Il faut donc remonter plus loin dans le temps pour trouver d'éventuels ancêtres moins spécialisés; mais le registre fossile est pour l'instant muet. Ce fossile régénéré fait partie d'un ensemble de 11 spécimens qui pourraient constituer plusieurs taxons de gymnotiformes (Albert et Fink, 2007). D'abord considéré comme le groupe-frère des Sternopygidae (Albert, 2001), *H. kirschbaumi* serait en fait un véritable Sternopygidae (Albert et Fink, 2007).

Vandellinae

Les Vandellinae ou candirus forment l'une des neuf sous-familles de la famille des Trichomycteridae, un taxon spécialisé, monophylétique sud-américain de l'ordre des Siluriformes (Pinna, 1998 ; Pinna et Wosiacki, 2003). Comme la plupart des autres Trichomycteridae, les Vandellinae sont caractérisés par la présence d'odontodes sur l'interoperculaire et l'operculaire. Ces odontodes, associés à la grande mobilité de l'opercule, leur permettent de s'accrocher sur les tissus des hôtes qu'ils parasitent. Les candirus ont effectivement développé un mode de vie très spécialisé, l'hématophagie (Kelley et Atz, 1964 ; Adriaens, 2003). En général, ils se fixent, grâce à leurs odontodes operculaires, sur les branchies de poissons de grande taille pour se nourrir de sang[1]. Une fois leur estomac rempli (à la façon d'une sangsue), ils

[1] Certaines espèces semblent même capables de pénétrer dans les voies urogénitales des mammifères, y compris l'homme, quand ils s'aventurent dans l'eau des fleuves où vivent ces candirus (Manhert, 1985; Spotte, 2002; Adriaens, 2003).

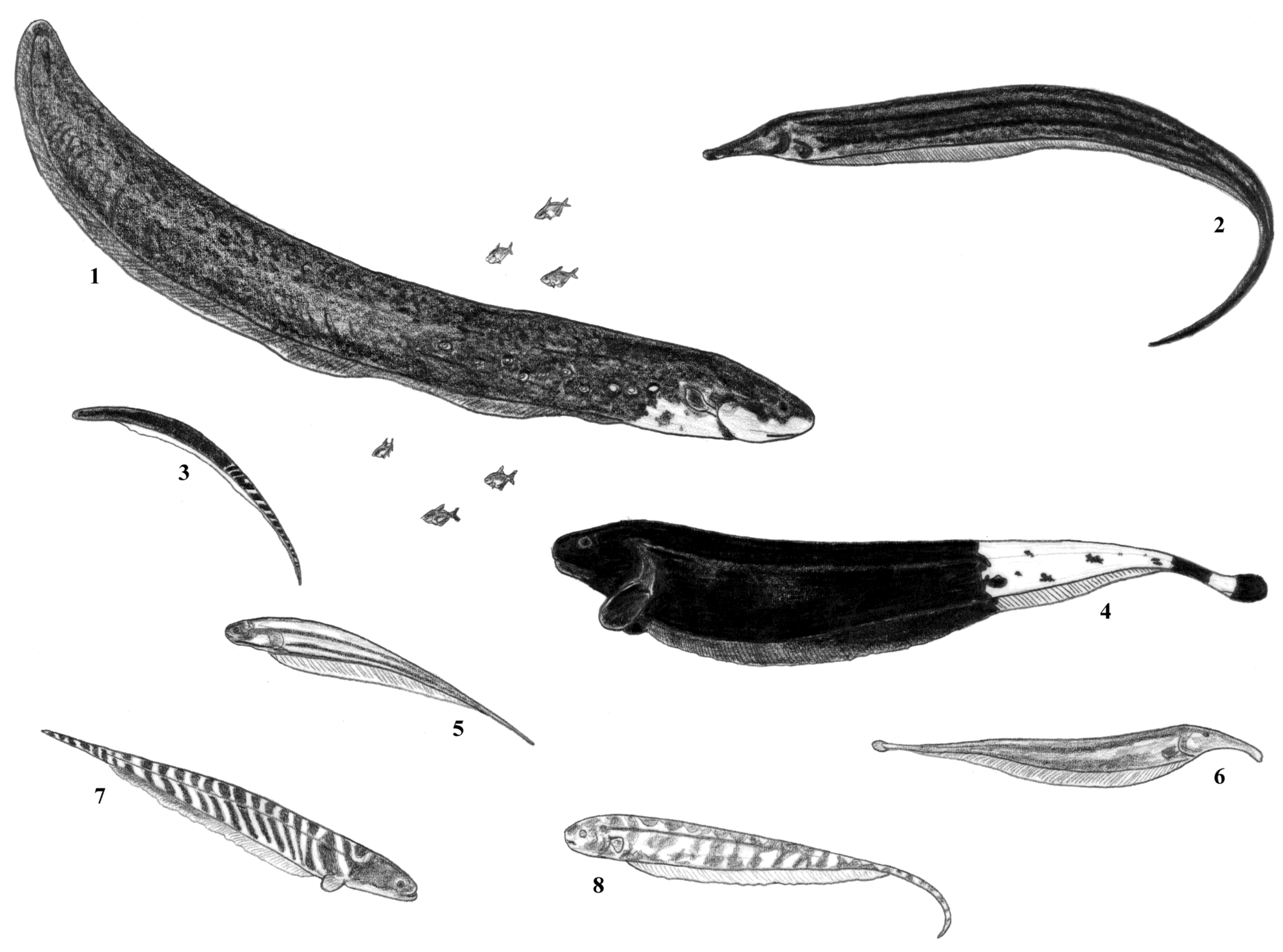


Figure 7. - Des Gymnotiformes : 1. *Electrophorus electricus* (Gymnotidae) ; 2. *Rhamphicthys rostratus* (Rhamphichthyidae) ; 3. *Gymnotus anguillaris* (Gymnotidae) ; 4. *Apteronotus albifrons* (Apteronotidae) ; 5. *Eigenmannia virescens* (Sternopygidae) ; 6. *Sternachorhyncus oxyrhynchus* (Apteronotidae) ; 7. *Gymnopus carapo* (Gymnotidae) ; 8. *Hypopygus lepturus* (Hypopomidae) ; 8. *Hypopygus lepturus* (Hypopomidae). *[Some Gymnotiformes.]*

peuvent quiter leur hôte. Ce mode de vie hématophage est unique chez les téléostéens.

Serrasalminae

Parfois élevée au niveau d'une famille (Géry, 1984; Planquette *et al.*, 1996), la sous-famille des Serrasalminae (ou Piranhas *sensu lato*) appartient à la famille des Characidae (Jégu, 2003). Elle n'est présente qu'en Amérique du Sud et plus particulièrement à l'est des Andes. Les Serrasalminae regroupent plus de 80 espèces réparties essentiellement dans les bassins de l'Amazone, de l'Orénoque et sur les fleuves côtiers des Guyanes, mais six sont connues sur l'ensemble Paraguay-Paraná et trois sur le Saõ Francisco. Ces poissons forment un groupe monophylétique ayant développé des modes d'alimentation très spécialisés : prédation (genres *Pygocentrus* et *Serrasalmus* ou Piranhas *sensu stricto*), régimes phytophages soit généraliste (Pacus : *Colossoma* ; Coumarou : *Prosomyleus, Myloplus*), soit hyperspécialisé dans la consommation de Podostemaceae[2] (Wataus : *Tometes*). Le groupe des *Tometes* plus le groupe des *Mylo-plus* forme le groupe-frère des piranhas prédateurs (*Pygo-centrus-Serrasalmus*), cet ensemble formant le groupe-frère des pacus (*Colossoma*) (Jégu, 2004). L'adaptation des dents de ces prédateurs se serait faite à partir d'un type dentaire phytophage voisin de celui, plésiomorphe, de *Colossoma* (*ibid.*).

QUESTION DES EXTINCTIONS

Un problème complexe de l'ichtyofaune néotropicale est la question des facteurs responsables des extinctions. Parmi les différentes hypothèses générales pour expliquer les

[2] Plantes aquatiques étroitement inféodées aux rochers constituant les rapides (Jégu, 2003, 2004).

extinctions massives de différentes faunes ichtyologiques, celle d'un phénomène catastrophique est-elle justifiée ?

Dans le cas de l'Amérique du Sud, il y eut, après le processus de séparation de la partie occidentale du Gondwana, une émergence de nouveaux taxons modernes d'eau douce, fortement diversifiés et soumis à de fortes radiations évolutives, tandis que d'autres clades, d'origine gondwanienne comme par exemple les Polypteridae et les Lepisosteidae, n'ont survécu que pendant une courte période relative, s'éteignant vers la fin du Crétacé ou au début du Tertiaire (Daget *et al.*, 2001; Gayet *et al.*, 2002).

Les Polypteridae sont limités, aujourd'hui, aux eaux intérieures africaines. L'évidence de Polypteridae fossiles bien conservés est rare tant en Afrique qu'en Amérique du Sud. Cependant, des restes de Polypteridae incontestables ont été trouvés en Amérique du Sud, tels que *†Dagetella sudamericana* et *†Latinopollia suarezi*, respectivement du Maastrichtien et du Paléocène de Bolivie (Gayet et Meunier, 1991b; 1992; Meunier et Gayet, 1996; 1998), ainsi que des pinnules trouvées recemment dans le Crétacé supérieur du Maranhão, au nord-est du Brésil (Dutra et Malabarba, 2001).

Les Lepisosteidae sont représentés, de nos jours, par deux espèces néotropicales, *Atractosteus tristoechus* trouvée à Cuba et dans l'île de la Juventud, et *A. tropicus* au Mexique et en Amérique Centrale. Cependant, ces espèces représentent le résultat de dispersions secondaires car ce groupe est principalement représenté en Amérique du Nord. Les Lepisosteidae les plus anciens, *†Obaichthys decoratus* et *†O. laevis*, sont du Crétacé inférieur d'Amérique du Sud (Wenz et Brito, 1992; Brito *et al.*, 2000). Par ailleurs, de nombreuses citations de Lepisosteidae sud-américains, et plus particulièrement du genre *Lepisosteus*, sont connues dans le Crétacé supérieur. Ce groupe semble donc avoir disparu d'Amérique du Sud vers la fin du Crétacé, alors qu'il était encore présent en Europe et en Amérique du Nord pendant le Tertiaire.

De nombreux autres groupes, tels que les Ceratodontidae (Dipnoi) ou la famille fossile des Andinichthyidae (Siluriformes), ainsi que d'autres taxons fossiles, ont disparu d'Amérique du Sud durant les derniers 70 millions d'années. Cela signifie que l'extinction de ces clades n'a pas été provoquée par une catastrophe majeure, mais qu'elle était une extinction locale, probablement consécutive à la concurrence avec des formes issues de la diversification locale et mieux adaptées aux nouvelles contraintes (biotiques et abiotiques) de l'environnement aquatique.

CONCLUSIONS

La présente revue a montré que :

1. La richesse de la biodiversité sud-américaine est directement liée à l'histoire géologique de ce continent, après sa séparation de l'Afrique lors de l'ouverture de l'océan Atlantique sud.

2. Cette biodiversité de l'ichtyofaune néotropicale se retrouve, en dehors de l'impressionnant nombre d'espèces, dans la grande diversité rencontrée dans les catégories taxinomiques supérieures, tels les ordres, les familles ou les genres.

3. L'ichtyofaune néotropicale actuelle peut être subdivisée en trois grandes catégories de taxons, selon leur histoire évolutive : les taxons d'origine gondwanienne qui ont survécu à la séparation de l'Amérique du Sud et de l'Afrique ; les taxons ayant un ancêtre marin proche du continent et les taxons qui apparaissent comme issus de radiations adaptatives néotropicales d'eaux douces à partir d'un groupe-frère néotropical d'eau douce.

4. Les taxons d'origine marine peuvent être divisés en deux ensembles : un premier regroupant ceux qui se sont probablement dispersés dans les bassins continentaux au cours de l'une des transgressions marines du Tertiaire et qui, prisonniers dans des habitats progressivement désalés, se sont adaptés à la vie en eau douce et un second avec les espèces qui ont colonisé les systèmes fluviaux par simple invasion des eaux douces.

5. Dans le cas des raies d'eaux douces, de quelques Belonidae et quelques Engraulidae, les données phylogénétiques disponibles indiquent que leur groupe-frère respectif est des deux cotés de l'Amérique centrale, ce qui implique des ancêtres communs, antérieurs à l'apparition de l'isthme de Panama.

6. Quelques groupes dulçaquicoles néotropicaux (archélimniques) comme les Gymnotiformes, quelques Characiformes et Siluriformes sont issus de radiations adaptatives postséparation continentale, probablement au Tertiaire.

7. Les extinctions de certains clades, comme les Polypteridae ou les Lepisosteidae, ne semblent pas avoir été provoquées par des catastrophes majeures, mais résulteraient d'une extinction locale, liée à la concurrence avec des formes spécialisées mieux adaptées, issues de la diversification locale postgondwanienne : notamment ostariophysaires modernes, Cyprinodontiformes, Cichlidae,…

8. Seules les nouvelles découvertes de fossiles, particulièrement dans le Mésozoïque et le Paléocène, aideraient à confirmer les relations de parentés de certaines lignées de taxons modernes qui devaient déjà être différenciées au Crétacé inférieur, bien avant la séparation de l'Amérique du Sud et de l'Afrique.

Comme perspectives, il est nécessaire de poursuivre l'inventaire et la description de la diversité tant paléontologique qu'actuelle, d'améliorer les connaissances phylogénétiques des groupes néotropicaux avec l'inclusion des fossiles et d'organiser cette information à travers de nouvelles interprétations systématiques et biogéographiques, en regard avec l'histoire des taxons africains.

Remerciements. - Nous remercions Michel Jégu, Pascal Deynat, Anwar Janoo et le personel du Laboratoire d'Ictiologia Tempo e Espaço de la UERJ pour les discussions. PMB remercie la SFI pour son invitation, à participer aux "Troisièmes rencontres de l'Ichtyologie en France" et le Laboratoire d'Ichthyologie générale et appliquée (DMPA-MHNH) et ses personnels. PMB exprime ses remerciements au CNPq et au Programme PROCIÊNCIA UERJ/FAPERJ. MECL a obtenu une bourse "Nota 10" de la FAPERJ.

RÉFÉRENCES

ADRIAENS D., 2003. - Feeding mechanisms. *In*: Catfish (Kapoor B.G., Arratia G., Chardon M. & R. Diogo, eds), pp 221-248. Enfield, New Hampshire, USA: Science Publishers.

AGUILERA D. & O. RODRIGUES de AGUILERA, 2003. - Two new otolith-based sciaenid species of the genus *Plagioscion* from South America Neogene marine sediments. *J. Paleont*., 77: 1133- 1138.

ALBERT J.S., 2001. - Species diversity and phylogenetic systematics of American Knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). *Misc. Publ., Mus. Zool., Univ. Michigan*, 190, 127 p.

ALBERT J.S. & R. CAMPOS-DA-PAZ, 1998. - Phylogenetic systematics of Gymnotiformes with diagnosis of 58 clades: A review of available data. *In*: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds.), pp. 419-446. Porto Alegre: Edipucrs.

ALBERT J.S. & W.L. FINK, 2007. - Phylogenetic relationships of fossil neotropical electric fishes (Osteichthyes: Gymnotiformes) from the upper miocene of Bolivia. *J. Vert. Paleont*., 27: 17-25.

ANTUNES M.T., BALBINO A. & J. GAUDANT, 1995. - Découverte du plus récent poisson Characiforme européen dans le Miocène terminal du Portugal. *Comun. Inst. Geol. E. Mineiro*, 81: 79-84.

ARRATIA G., 2003a. - Percichthyidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 596- 597. Porto Alegre: Edipucrs.

ARRATIA G., 2003b. - Lepidosirenidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 671-672. Porto Alegre: Edipucrs.

ARRATIA G. & A.L. CIONE, 1996. - The record of fossil fishes of southern South America. *Münchn. Geowiss. Abh*., 30: 9-72.

BOERGER W.A. & D.C. KRITSKY, 2003. - Parasites, fossils, and geologic history: Historical biogeography of the South American freshwater croakers *Plagioscion* spp. (Teleostei: Sciaenidae). *Zool. Scripta*, 32: 3-11.

BRIGGS J.C., 2003. - Fishes and birds: Gondwana life rafts reconsidered. *Syst. Biol*., 52: 548- 553.

BRITO P.M., AMARAL C.R. & L.P.C. MACHADO, 2006. - A ictiofauna do Grupo Bauru, Cretáceo superior da Bacia Bauru, sudeste do Brasil. *In*: Paleontologia de Vertebrádos: Grandes Temas e Contribuições Científicas. (Gallo V., Brito P.M., Silva H.A. & F. Figueiredo, eds), pp. 133-143. Rio de Janeiro: Interciência.

BRITO P.M. & P.P. DEYNAT, 2004. - Freshwater Stingrays from the Miocene of South America with comments on the rise of potamotrygonids (Batoidea, Myliobatiformes). *In*: Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates (Arratia G., Wilson M.V.H. & R. Cloutier, eds), pp. 575- 582. München:Verlag Dr. F. Pfeil.

BRITO P.M., MEUNIER F.J. & M. GAYET, 2000. - The morphology and histology of the scales of the Cretaceous gar *Obaichthys* (Actinopterygii: Lepisosteidae): Phylogenetic implications. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 331: 823-829.

BUCKUP P.A., 1998. - Relationships of the Characidiinae and Phylogeny of the Characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *In*: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds), pp. 123- 144. Porto Alegre: Edipucrs.

CAMPOS-DA-PAZ R. & J.S. ALBERT, 1998. - The Gymnotiform "Eels" of tropical America: A history of classification and phylogeny of the South American electric Knifefishes (Teleostei: Ostariopysi: Siluriphysi). *In:* Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds), pp. 401-417. Porto Alegre: Edipucrs.

CAPPETTA H., RUSSELL D.E. & J. BRAILLON, 1972. - Sur la découverte de Characidae dans l'Éocène inférieur français (Pisces, Cypriniformes). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Sci. Terre*, 9: 37-51.

CASSATI L., 2003 - Family Sciaenidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 599-602. Porto Alegre: Edipucrs.

CHAO L.N., 1986. - A synopsis on zoogeography of Sciaenidae. *In*: Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference of Indo-Pacific Fishes (Uyeno T., Arai R., Taniuchi T. & K. Matsuura, eds) pp. 570- 589. Tokyo: Ichthyological Society of Japan.

CIONE A.L., 1987. - The late Cretaceous fauna of Los Alamitos. Patagonia. Part II - The Fishes. *Rev. Museo Argent. Cienc. Natur. "Bernardino Rivadavia", Paleont*., 3(3): 111-120.

CIONE A.L. & S.M. PEREIRA, 1985. - Los peces de la formación Yacoraite (Cretácio tardio- terciario, Noreste argentino) como indicadores de salinidad. *Rev. Asoc. Geol. Argent*., 40(1-2): 83-88.

COSTA W.J.E.M., 2003. - Family Rivulidae (South American Annual Fishes) *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O, C.J. Ferraris Jr., eds) pp. 526-548. Porto Alegre: Edipucrs.

DAGET J., GAYET M., MEUNIER F.J. & J.-Y. SIRE, 2001. - Major discoveries on the dermal skeleton of fossil and recent polypteriformes: A review. *Fish Fish*., 2: 113-124.

DEYNAT P.P. & P.M. BRITO, 1994. - Révision des tubercules cutanés de raies (Chondrichthyes, Batoidea) du bassin du Paraná, Tertiaire d'Amérique du Sud. *Ann. Paléontol*., 80(4): 237-251.

DIOGO R., 2003. - Higher-level phylogeny of Siluriformes - An overview. *In*: Catfish (Kapoor B.G., Arratia G., Chardon M. & R. Diogo, eds), pp. 353-384. Enfield, New Hampshire, USA: Science Publishers.

DUTRA M.F.A. & M.C. MALABARBA, 2001. - Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru no estado do Maranhão, Brasil. *In*: O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú (Rossetti D., Goes A. & W. Truckenbrodt, eds), pp. 191-208. Belém.

EIGENMANN C.H., 1913. - The fishes of South America. *Bull. Pan Am. Union*., 37: 781-800.

ELLIS M.M., 1913. - The gymnotid eels of tropical America. *Mem. Carneg. Mus*., 6(3): 109-195.

FARIAS I.P., ORTI G., SAMPAIO I., SCHNEIDER H. & A. MEYER, 1999. - Mitochondrial DNA phylogeny of the family Cichlidae: Monophyly and fast molecular evolution of the neotropical assemblage. *J. Mol. Evol.*, 48: 703-711.

FERNANDEZ J., BONDESIO P. & R. PASCUAL, 1973. - Restos de *Lepidosiren paradoxa* (Osteichthyes: Dipnoi) de la formation Lumbrera (? Eoceno) de Jujuy. *Ameghiniana*, 10: 152-172.

FERRARIS C.J. Jr., 2003a. - Famille Lepisosteidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), p. 29. Porto Alegre: Edipucrs.

FERRARIS C.J. Jr., 2003b - Osteoglossidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), p. 30. Porto Alegre: Edipucrs.

FERRARIS C.J. Jr., 2003c. - Arapaimatidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), p. 31. Porto Alegre: Edipucrs.

FERRARIS C.J. Jr., 2003d. - Mugilidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 655- 656. Porto Alegre: Edipucrs.

FILLEUL A. & J.G. MAISEY, 2004. - Redescription of *Santanichthys diasii* (Otophysi, Characiformes) from the Albian of the Santana formation and comments on its implications for otophysan relationships. *Am. Mus. Novit.*, 3455: 1-21.

FINK S.V. & W.L. FINK, 1981. - Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. J. Linn. Soc.*, 72: 297-353.

FINK S.V. & W.L. FINK, 1996. - Interrelationships of the Ostariophysi. *In*: Interrelationships of Fishes, Stiassny M., Parenti L. & D. Johnson, eds). pp. 209-249. Academic Press.

GAUDANT J., 1980. - *Eurocharax tourainei* nov. gen., nov. sp. (Poisson téléostéen, Ostariophysi): nouveau Characidae fossile des "Calcaire à Bythinis" du Var. *Geobios*, 13: 683-703.

GAYET M., 1982a. - Découverte dans le Crétacé de Bolivie des plus anciens Characiformes connus. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. 2: 1037-1040.

GAYET M., 1982b. - Cypriniformes crétacés en Amérique du Sud. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. 2, 295: 405-407.

GAYET M., 1985. - Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichtyofaune cénomanienne du Portugal. 3e partie : complément à l'étude des Ostariophysaires. *Comun. Serv. Geol. Portugal*, 71: 91-118.

GAYET M., 1991. - Holostean and Teleostean fishes from Bolivia. *In*: Fossiles y Facies de Bolivia I (R. Suarez-Soruco, ed.). *Rev. Téc. YPFB, Cochabamba*, 12(3- 4): 453- 494.

GAYET M. & P.M. BRITO, 1989. - Ichthyofaune nouvelle du Crétacé supérieur du Groupe Baurú (États de São Paulo et Minas Gerais, Brésil). *Geobios*, 22(6): 841-847.

GAYET M., JÉGU M., BOCQUENTIN J. & F.R. NEGRI, 2003. - New Characoids from the Upper Cretaceous and Paleocene of Bolivia and the Mio-Pliocene of Brazil: Phylogenetic Position and Paleobiogeographic implications. *J. Vert. Paleont.*, 23(1): 28-46.

GAYET M., MARSHALL L.G., SEMPÉRÉ T., MEUNIER F.J., CAPPETTA H. & J-C. RAGE, 2001. - Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 169: 39-68.

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 1991a. - Première découverte de Gymnotiformes fossiles (Pisces: Ostariophysi) dans le Miocène supérieur de Bolivie. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. 2, 313: 471-476.

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 1991b. - First discovery of Polypteridae (Pisces: Cladistia: Polypteriformes) outside of Africa. *Geobios*, 24(4): 159-168.

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 1992. - Polypteriformes (Pisces: Cladistia) du Maastrichtien et du Paléocene de Bolivie. *Geobios* 14: 159-168.

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 1998. - Maastrichtian to Early Late Paleocene freshwater osteichthyes of Bolivia: Additions and comments. *In:* Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds.), pp. 85-110. Porto Alegre: Edipucrs.

GAYET M. & F.J. MEUNIER, 2000. - Rectification of the nomenclature of the genus name *Ellisella* Gayet & Meunier, 1991 (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes) in *Humboldtichthys* nom. nov. *Cybium*, 24: 104.

GAYET M., MEUNIER F.J. & F. KIRSCHBAUM, 1994. - *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991, gymnotiforme fossile de Bolivie et ses relations phylogénétiques au sein des formes actuelles. *Cybium*, 18 : 273-306.

GAYET M., MEUNIER F.J. & C. WERNER, 2002. - Diversification in Polypteriformes and special comparison with the Lepisosteiformes. *Paleontology*, 45: 361-376.

GÉRY J., 1969. - The freshwater fishes of South America. *In*: Biogeography and Ecology in South America (Fittkau E.J., Illies J., Klinge H., Schwabe G.H. & H. Sioli, eds), pp. 828-848. The Hague: Dr Junk Publishers.

GÉRY J., 1984. - The fishes of Amazonia. *In*: The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin (Sioli H., ed), pp. 353-370. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers.

HUBERT N. & J.F. RENNO, 2006. - Historical biogeography of South American freshwater fishes. *J. Biogeogr.*, 33: 1414-1436.

JÉGU M., 2003. - Subfamily Serrasalminae (pacus and piranhas). *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 182-196. Porto Alegre: Edipucrs.

JÉGU M., 2004. - Taxinomie des Serrasalminae phytophages et phylogénie des Serrasalminae (Teleostei: Characiformes: Characidae). Thèse de Doctorat, 423 p. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

KEILLEY W.A. & J.W. ATZ, 1964. - A pygidiid catfish that can suck blood from goldfish. *Copeia*, 1964(4): 702-704.

KULLANDER S.O., 1998. - A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). *In*: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E.,Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds), pp. 461-498. Porto Alegre: Edipucrs.

KULLANDER S.O., 2003a. - Synbranchidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), p. 594- 595. Porto Alegre: Edipucrs.

KULLANDER S.O., 2003b - Cichlidae. *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 605- 654. Porto Alegre: Edipucrs.

KULLANDER S.O., 2003c - Tetraodontidae (Pufferfishes). *In:* Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), p. 670. Porto Alegre: Edipucrs.

KULLANDER S.O. & C.J. FERRARIS Jr., 2003- Family Engraulididae (Anchovies). *In*: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 39-42. Porto Alegre: Edipucrs.

LOVEJOY N.R., 1996. - Systematics of myliobatoid elasmobranches with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of Neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). *Zool. J. Linn. Soc.*, 117: 207-257.

LOVEJOY N.R., 1997. - Stingrays, parasites, and neotropical biogeography: A closer look at Brooks *et al.*'s hypothesis concerning the origins of neotropical freshwater rays (Potamotrygonidae). *Syst. Biol.*, 46: 218- 230.

LOVEJOY N.R., BERMINGHAM E. & A.P. MARTIN, 1998. - Marine incursions into South America. *Nature*, 396: 421-422.

LOVEJOY N.R. & B.B. COLLETTE, 2001. - Phylogenetic relationships of New World needlefishes (Teleostei: Belonidae) and the biogeography of transitions between marine and freshwater habitats. *Copeia*, 2001(2): 324-338.

LUCINDA P.H.F., 2003. - Family Poecilliidae (Livebearers). *In*: Check List of The Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 555-581. Porto Alegre: Edipucrs.

LUNDBERG J.G., 1993.- African-South American fresh water fish clades and continental drift: Problems with a paradigm. *In*: Biological Relationships between Africa and South America (P. Goldblatt, ed.), pp. 156-199. New Haven: Yale Univ. Press.

LUNDBERG J.G., 1997. - Fishes of the La Venta fauna: Additional taxa, biotic, and paleoenvironmental implications. *In*: Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta Colombia (Kay R.F., Madden R.H., Cifelli R.L. & J.J. Flynn, eds), pp. 67-91. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

LUNDBERG J.G., 1998. - The temporal context for diversification of Neotropical fishes. *In*: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds), pp. 49-68. Porto Alegre: Edipucrs.

LUNDBERGH J.G. & B. CHERNOFF, 1992. - A Miocene fossil of the Amazonian fish *Arapaima* (Teleostei, Arapaimidae) from the Magdalena River region of Colombia - Biogeography and evolutionary implications. *Biotropica*, 24(1): 2-14.

LUNDBERG J.G., MARSHALL L.G., GUERRERO J., HORTON B., MALABARBA M.C.S.L. & F. WESSELINGH, 1998. - The stage for Neotropical fish diversification: A history of tropical South American rivers. *In*: Phylogeny and classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S.Lucena, eds), pp. 13-48. Porto Alegre: Edipucrs.

MANHERT V., 1985. - Les candirus ou le danger des baignades exotiques. *Rev. Mens. Mus. Coll. Genève*, 253: 9-12.

MEUNIER F.J. & P.M. BRITO, 2004. - Paleohistology of basal Teleostean scales. *Cybium*, 28 (3): 225-235.

MEUNIER F.J. & M. GAYET, 1991. - Premier cas de morphogenèse réparatrice de l'endosquelette caudal d'un poisson Gymnotiforme du Miocène supérieur Bolivien. *Geobios*, M.S. N 13: 223-230.

MEUNIER F.J. & M. GAYET, 1996. - A new polypteriform from the Upper Cretaceous and the early late Paleocene of South America. *In*: Mesozoic Fishes - Systematics and paleoecology (Arratia G. & G. Viohl, eds), pp. 95-104. Munchen: Verlag Dr. F. Pfeil.

MEUNIER F.J. & M. GAYET, 1998. - Rectification of the nomenclature of genus *Pollia* Meunier & Gayet, 1996 (Osteichthyes, Cladistia, Polypteriformes) in *Latinopollia* nov. gen. *Cybium*, 22 (2): 192.

MURPHY W.J. & G.E. COLLIER, 1997. - A molecular phylogeny for aplocheiloid fishes (Atherinomorpha, Cyprinodontiformes): The role of vicariance and origins of annualism. *Mol. Biol. Evol.*, 14: 790-799.

NELSON G., 1985. - Identity of the anchovy *Hildebranchthyes setiger* with notes on relationships and biogeography of the genera *Engraulis* and *Cetengraulis*. *Copeia*, 1985(3): 422-427.

NELSON J.F., 2006. - Fishes of the World. 4th edit., 601 p. New York: John Wiley and Sons.

PATTERSON C., 1975. - The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, sér. A., Zool., 88: 156-174.

PAUGY D., LÉVÊQUE C. & G.G. TEUGELS, 2003. - Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest, 1. Paris: IRD Editions, Publications scientifiques du Muséum, MRAC edit., 457 p.

PENG Z., HE S., WANG J., WANG W. & R. DIOGO, 2006. - Mitochondrial clocks and the origin of the major Otocephalan clades (Pisces: Teleostei): A new insight. *Gene, Evol. Genomics*, 370: 113-124.

PINNA M.C.C. de, 1998. - Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): Historical overview and synthesis of hypothesis. *In*: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds), pp. 279-330. Porto Alegre: Edipucrs.

PINNA M.C.C. de & W. WOSIACKI. 2003. - Family Trichomycteridae. *In*: Check List of The Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr., eds), pp. 270-290. Porto Alegre: Edipucrs.

PLANQUETTE P., KEITH P. & P.-Y. LE BAIL, 1996. - Atlas des Poissons d'Eau douce de Guyane (T. 1). Collection du patrimoine naturel, Vol 22, 429 p. Paris: IEGB-MNHN, INRA, CSP, Ministère de l'Environnement.

POTTER P.E. 1997. - The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: A natural history. *J. Sth Am. Earth Sci*., 10 (5-6): 331-344.

RAMOS R.T.C., 2003. - Achiridae (American soles). *In*: Check List of The Freshwater Fishes of South and Central America (Reis R.E., Kullander S.O. & C.J. Ferraris Jr, eds.), pp. 666-669. Porto Alegre: Edipucrs.

REGAN C.T., 1911. - The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. 1 - Cyprinoidea. *Ann. Mag. Nat. Hist*., 8(8): 13-32.

REIS R.E., KULLANDER S.O. & C.J. FERRARIS Jr., 2003 (eds). - Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. 729 p. Porto Alegre: Edipucrs.

RIBEIRO A.C., 2006. - Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: An example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotrop. Ichthyol*., 4(2): 225-246.

RIBEIRO A.C., LIMA F.C.T., RICCOMINI C. & N.A. MENEZES, 2006. - Fishes of the Atlantic Rainforest of Boracéia: Testimonies of the Quaternary fault reactivation within a Neoproterozoic tectonic province in Southeastern Brazil. *Ichthyol. Explor. Freshw*., 17(2): 157-164.

ROBERTS T., 1973. - Ecology of fishes of the Amazon and Congo basins. *Bull. Mus. Comp. Zool*., 143: 117-147.

SANTOS R. da S., 1985 - *Laelichthys ancestralis*, novo gênero e espécie de Osteoglossiformes do Aptiano da Formação Areado, Estado de Minas Gerais, Brasil. *DNPM, Sér. Geol*., 27: 161-167.

SANTOS R. da S., 1987. - *Lepidosiren megalos* n. sp. do Terciário do Estado do Acre, Brasil. *An. Acad. Brasil. Ciênc*., 59(4): 375-384.

SCHULTZE H.P., 1991. - Lungfish from the El Molino (Late Cretaceous) and Santa Lucia (Early Paleocene) formations in Southcentral Bolivia. *In*: Fossiles y Facies de Bolivia, I. (R. Suarez-Soruco, ed.), *Rev. Téc. YPFB, Cochabamba*, 12(3-4): 441-448.

SIGÉ B., 1968. - Dents de micromammifères et fragments de coquilles d'œufs de dinosauriens dans la faune de vertébrés du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 267: 1495-1498.

SPARKS J.S. & W.L. SMITH, 2005. - Freswater fishes, dispersal ability, and none evidence: "Gondwana life rafts" to the rescue. *Syst. Biol*., 54(1): 158-165.

SPOTTE S., 2002. - Candiru: Life and legend of the bloodsucking catfishes. 322 p. Berkeley, USA: Creative Arts Book Company.

STIASSNY M.L.J. 1991. - Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: An overview. *In*: Cichlid fishes: Behaviour, ecology, and evolution (Keenleyside M.H.A., ed.), pp. 1-35. Londres: Chapman & Hall.

TAVERNE L., 2003. - Les poissons crétacés de Nardo. 16°. *Sorbinicharax verraesi* gen. et sp. nov. (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes). *Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Verone*, 27: 29-45.

TEUGELS G.G., 2003. - State of the art of recent Siluriform systematics. *In*: Catfish, (Kapoor B.G., Arratia G., Chardon M. & Diogo R., eds), pp. 317-352. Enfield, New Hampshire, USA: Science Publishers.

VARI R.P. & L.R. MALABARBA, 1998. - Neotropical Ichthyology: an Overview. *In*: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M. & C.A.S. Lucena, eds), pp. 1-11. Porto Alegre: Edipucrs.

WENZ S. & P.M. BRITO, 1992. - Découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil): systématique et phylogénie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. 2: 314: 1519-1525.

WOODWARD A.S., 1939. - Tertiary fishes from Maranhão, Brazil. *Ann. Mag. Nat. Hist*., 11(3): 450-453.